*Nachdruck verboten.*
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Ausbreitung der terricolen Oligochäten im Laufe der erdgeschichtlichen Entwicklung des Erdreliefs.

Von

Dr. **Th. Arldt** in Radeberg.

Daß Kontinente und Ozeane während der Erdgeschichte nicht immer unverrückt dieselbe Stelle einnehmen, daß auch sie der Entwicklung unterlagen wie alle irdischen Dinge, wie alles, was im Weltenraum sich findet, kann man jetzt nach langem Streite als gesicherte Tatsache ansehen. In gegenseitigem Wechselwirken, wenn auch nicht immer in Übereinstimmung miteinander, haben Geologen und Biogeographen daran gearbeitet, die alten Züge des Erdreliefs zu rekonstruieren, und wir können uns jetzt wenigstens in großen Zügen ein ungefähres Bild von der einstigen Verteilung von Land und Meer machen. Freilich ist noch unendlich viel zu tun. Noch fehlen fast alle Einzelheiten, noch ist auch in den großen Zügen manches fraglich, und deshalb bietet die Arbeit des Paläogeographen eine Fülle der Aufgaben wie selten eine andere. Zunächst möchten freilich die großen Züge, die Gliederung und Verbindung der Kontinente, möglichst sicher und unzweideutig festgestellt werden, um so einen Rahmen zu schaffen, in den das Mosaikbild der Einzelforschungen sich hineinpassen läßt. Von geologischer Seite ist dafür getan, was sich tun läßt, wenn auch neues Material noch in manchem neue Folgerungen nötig machen wird. Dagegen ist die Biogeographie noch nicht in vollem Maße für paläogeographische Zwecke ausgenützt worden, und doch bietet sie in doppelter Beziehung uns eine Handhabe. Einmal gestattet sie uns direkt Schlüsse auf die erdgeschichtliche Vergangenheit zu ziehen, was besonders dann der Fall ist, wenn fossile Reste uns Kenntnis von der Biogeographie der

Vorzeit geben, dann aber erlaubt sie uns, an die auf anderm Wege gefundenen Resultate die prüfende Sonde anzulegen. Im erstern Falle befinden wir uns z. B. bei den Säugetieren und Reptilien, im zweiten bei den Vögeln und den modernen Amphibien. Gerade auf die ersten hat man die wichtigsten paläogeographischen Schlüsse aufgebaut, und sie werden auch in Zukunft eine wichtige und grundlegende Rolle spielen, ist doch keine Klasse der Landtiere in so vielseitigem Maße durchforscht und aus vielen Formationen bekannt wie die ihrige. In neuerer Zeit hat man einige andre Tiergruppen in den Vordergrund gestellt, nämlich die Binnenmollusken, die Oligochäten und die kleinen Nagetiere. Die letztern eignen sich besonders zur Bestimmung lokaler paläogeographischer Verhältnisse wegen ihres außerordentlichen Artenreichtums, und Kobelt [1]) hat verschiedene interessante Schlüsse aus ihrer Verbreitung gezogen. Indessen ist bei ihnen der Mangel an fossilen Formen zu beklagen, der überhaupt bedauerlicherweise bei der Microfauna gilt, die sonst für die Erforschung besonders der jungtertiären paläogeograpischen Verhältnisse unschätzbaren Wert besitzen würde. Die Mollusken gestatten Schlüsse hauptsächlich auf die alttertiäre und jungmesozoische Zeit, wie neben Kobelt besonders v. Ihering in zahlreichen Veröffentlichungen gezeigt hat. Sie eignen sich dazu um so mehr, als sie verhältnismäßig geringe Migrationsfähigkeit besitzen und in ihrem Typus sehr konservativ sind, sodaß sie in der jüngern Tertiärzeit nur unwesentlich ihre Verbreitungsgebiete verschoben haben. Sie besitzen außerdem auch eine reichlichere Anzahl von fossilen Formen, doch ist auch bei ihnen diesen kein zu hoher Wort beizumessen, da ihre Reste fast durchweg nur in Schalen bestehen, denen nur ein geringer systematischer und entwicklungsgeschichtlicher Wert innewohnt. Die besonders charakteristischen Weichteile aber fehlen. Aus diesem Grunde sind die fossilen Binnenmollusken systematisch nicht mit dem genügenden Grade der Sicherheit zu klassifizieren, wie er für direkte paläogeographische Schlüsse notwendig ist. Was nun endlich die Oligochäten anlangt, so kommen von ihnen besonders die terricolen in Betracht, die Beddard [2]) und Michaelsen [3]) in die

1) Kobelt, Studien zur Zoogeographie, Vol. 1, 1897, Vol. 2, 1898.

2) Beddard, F. E., A textbook of zoogeography, Cambridge 1895. — A monograph of the order of Oligochaeta, Oxford 1895.

3) Michaelsen, W., Oligochaeta, in: Tierreich, Lief. 10, Berlin 1900. — Die geographische Verbreitung der Oligochaeten, 1903. — Die

Tiergeographie eingeführt haben. Sie besitzen nur geringe Migrationsfähigkeit und sind sicherlich auch in hohem Maße konservativ, doch fehlen bei ihnen gänzlich fossile Formen, und aus diesem Grunde dürfte die Aufgabe unlösbar sein, aus ihrer Verbreitung direkte paläogeographische Schlüsse zu tun. Aus diesen Gründen kann auch der Oligochäten-Forscher nicht über die wenigen Schlüsse hinausgehen, die Michaelsen mit großer Vorsicht aufgestellt hat, denn nur zu oft muß er auch die Möglichkeit der Verschleppung in seine Rechnung einsetzen. Andrerseits bieten aber die terricolen Oligochäten ein vorzügliches Material, auf anderm Wege gefundene Resultate nachzuprüfen. Wie v. Ihering seine aus der Verbreitung der Mollusken gezogenen Schlüsse über die frühere Geschichte Südamerikas an der Verbreitung der Ameisen, der Würmer, der Pflanzen des Kontinents eingehend zu prüfen gesucht hat, so möchte Verfasser dies im Folgenden mit seinen Ansichten über die Entwicklung des Erdreliefs tun, die sich in erster Linie auf die geologischen Arbeiten von Neumayr, Koken, v. Lapparent und Frech sowie auf die geographische Verbreitung der höhern Wirbeltiere gründen. Während er schon früher in großen Zügen zu zeigen suchte, daß auch die Verbreitung der niedern Tiere nicht diesen Ansichten widerspricht, soll hier gezeigt werden, daß die von Michaelsen angenommene Entwicklung der Oligochäten sich paläogeographisch durch sie recht gut lokalisieren und erklären läßt. Wir werden dabei für die terricolen Oligochäten ein ziemlich hohes Alter ruhig annehmen dürfen, reichen doch selbst von weit höher stehenden Tieren Gattungen weit zurück, so z. B. die Raubfliege (*Asilus*) bis zum untern Lias, die Schnirkelschnecken (*Helicidae*) *Pupa* und *Zonites* sogar bis zum Carbon! Wir können es also nicht für unmöglich halten, daß lebende Oligochäten-Gattungen mindestens ein gleiches Lebensalter besitzen, selbst Arten dürften schon recht lange unverändert geblieben sein besonders in Gebieten, wo sie keine gefährliche Konkurrenz zu fürchten hatten.

Ehe wir nun die geographische Ausbreitung der Oligochäten zu skizzieren versuchen, sei ein kurzer Überblick über die Haupttatsachen der mesozoischen und känozoischen Paläogeographie geboten [1]),

---

Oligochaetenfauna des Baikalsees, in: Verh. naturw. Ver. Hamburg, 1902, p. 43—60. — Die Oligochaeten des Baikalsees, Berlin 1905.

1) Nach Th. Arldt, Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt, 1907

da, wie unten gezeigt werden soll, in diesen Zeiten hauptsächlich die Entwicklung der terricolen Oligochäten erfolgt sein dürfte. In der Triaszeit existierte jedenfalls noch der gewaltige Südkontinent, der von den Galapagos-Inseln über Afrika und Australien bis nach Neuseeland reichte und der von dem mittlern Cambrium an in seiner Ausdehnung nur relativ wenig sich verändert hatte. In der Trias machte er etwa 67% aller damals vorhandenen Kontinentalgebiete aus. Von den übrigen fallen 16% auf ein eurasisches Festland, das Skandinavien, Rußland, Sibirien bis zur Lena und Inner- und Ost-Asien bis ans Japanische Meer umfaßt. Ein etwas größerer Kontinent umfaßt außer Nordamerika auch Asien östlich von 140° O. und reicht ostwärts bis Schottland und Portugal. In der untern Trias traten diese Kontinente wenigstens zeitweise in Verbindung miteinander, im Keuper waren sie dagegen sämtlich isoliert und bildeten offenbar auch selbständige Lebensgebiete.

Im Jura ist der Südkontinent in zwei Teile zerfallen, einen größern westlichen, die Süd-Atlantis von Südamerika bis Vorderindien, und einen kleinen östlichern von Australien bis Neuseeland, der mit dem eurasischen Kontinente zeitweise in Verbindung stand. Dieser letztere zerfiel im obern Dogger und Malm durch eine große Transgression, indem durch die Überflutung des Wolgabeckens Skandinavien als große Insel isoliert wurde, wie auch das iranische Gebiet wieder Meer wurde, über das im untern Jura auch die Süd-Atlantis mit Eurasien zusammenhing. Die Nord-Atlantis ging in ihrem westlichen Teile allmählich bis etwa 250° O. zurück und wurde im Malm etwa auf zwei Drittel ihrer Größe im Keuper reduziert, während der östliche Teil des alten Eurasiens, den wir als Angarakontinent bezeichnen können, jetzt beträchtlich größer war als die Nord-Atlantis.

In der untern Kreide finden wir ähnliche Verhältnisse wie im Malm, doch hat sich Skandinavien an die schon an sich vergrößerte Nord-Atlantis angeschlossen, dafür hat Australien vom Angarakontinente durch Überflutung des indochinesischen Gebietes sich getrennt indessen ist diese Trennung vielleicht nicht so scharf gewesen, wie sie auf Koken's Karte erscheint, und der Küstenverlauf war eher so, wie Lapparent ihn angibt. Gerade die Verbreitung der Oligochäten würde mehr für die Lapparent'sche Ansicht sprechen, und auch die australische Flora widerspricht dem nicht. Die mittlere Kreide brachte große Veränderungen durch die gewaltigste Transgression, die wir aus der Erdgeschichte kennen. Sie kam zur Geltung

besonders im atlantischen und im mediterranen Gebiete. Im Norden trennten sich Skandinavien sowohl wie Alaska von der Nord-Atlantis und verschmolzen mit dem Angarakontinent zu einem fast 60 Mill. qkm umfassenden Eurasien, von dem im Osten über Alaska und das Felsengebirgsgebiet eine Landzunge bis nach Südamerika sich erstreckte, die zeitweise vielleicht auch bis zu den Hawaii-Inseln reichte. Nordamerika östlich des Felsengebirges bildete mit Grönland einen isolierten Kontinent, den wir Nearktis nennen können. In der obersten Kreide traten dann die nördlichen Kontinente wieder miteinander in Verbindung. Im Süden hatte im Cenoman sich Afrika von Brasilien getrennt, mit dem es im Senon wieder verwuchs. Endlich muß spätestens in die mittlere und obere Kreide das Entstehen einer transpacifischen Verbindung zwischen Australien und Patagonien fallen, die allein die zahlreichen auffälligen Beziehungen zwischen Fauna und Flora beider Gebiete erklärt und von zahlreichen Biogeographen übereinstimmend gefordert wird. Es ist freilich auch nicht ausgeschlossen, daß diese Verbindung schon früher sich gebildet hat. Im Senon hat jedenfalls schon Neuseeland sich von dieser Landbrücke abgetrennt. Unter allen Umständen aber hat diese Abtrennung erst stattgefunden, nachdem die Verbindung mit Südamerika hergestellt war, da gerade Neuseeland sehr reich an patagonischen Beziehungen in seiner Lebewelt ist.

Die ältere Tertiärzeit schließt im Süden eng an das Senon sich an. Im Eocän besteht noch die Verbindung zwischen Patagonien und Australien sowie die zwischen Brasilien und Afrika. Dagegen ist Indien von Madagascar getrennt, mit dem es bisher eine große Halbinsel bildete. Auch ist Brasilien zeitweilig durch einen Meeresarm vom Amazonas- zum La Platabecken von Patagonien getrennt. Dieser schließt sich im Oligocän, dagegen versinken die jetzt ozeanischen Flächen, und die Südkontinente nehmen im großen und ganzen ihre jetzige Form an, indem sie aber völlig von den nördlichen isoliert sind. Nur am Ende der Oligocänzeit können von Afrika aus Tiere vermutlich mit Hilfe von Inseln das europäische Gebiet erreichen und umgekehrt. Im Norden ist Eurasien durch das breite Obische Meer wieder in einen Angarakontinent und in eine Paläarktis zerlegt. Der erste reichte vielleicht nur bis zum Han-hai südwärts, während Ostasien und Hinterindien einen zweiten kleinern Kontinent bildeten. Die Paläarktis reichte im allgemeinen südwärts bis zur südlichen Ostseeküste und stand in allmählich immer schmaler werdender Verbindung mit Nordamerika.

In der jüngern Tertiärzeit ähneln die Verhältnisse noch mehr den jetzigen, doch steht Grönland jedenfalls bis in die Diluvialzeit über die isländische Landbrücke mit Europa in Verbindung, ebenso auch Spitzbergen und Franz Josephland. Im Miocän trennt ein syrisch-persisches Meer Asien von Afrika, und das sarmatische Mittelmeer zieht durchs Rhone- und Donaugebiet bis zum Kaukasus. Im Pliocän wird es im Westen abgeschnürt, tritt aber dafür mit dem kaspischen Becken in Verbindung, ein großes Binnenmeer bildend. In Ostindien bilden sich im Miocän große Inseln, die im Pliocän teils zerfallen, teils ans Festland sich anschließen, in beiden Formationen aber den Übergang zwischen Asien und Australien erleichtern. Ähnlich liegen hier die Verhältnisse auch im Diluvium, in dem die Großen Sunda-Inseln nach und nach selbständig werden ebenso wie Japan und andere insulare Gebiete, worauf im Folgenden bei Gelegenheit noch hingewiesen werden soll.

Nach diesem kurzen Überblicke können wir uns den Oligochäten zuwenden. Zunächst gilt es, aus der Verbreitung der terricolen Oligochäten das Alter ihrer Familien wenigstens annähernd zu bestimmen. Die jüngste Familie ist nach Michaelsen die der Lumbriciden. Diese sind nun freilich gegenwärtig in fast allen Regionen der Erde nachgewiesen und finden sich selbst auf isolierten ozeanischen Inseln wie Hawaii, St. Helena und Kerguelen. Indessen hält Michaelsen die meisten dieser Vorkommnisse für in jüngster Zeit verschleppt, und das wirkliche Stammgebiet der Lumbriciden umfaßt nach ihm nur einen relativ schmalen Landstreifen von Japan bis zur Iberischen Halbinsel, wozu noch das Gebiet der Union östlich der Alleghanies kommt. Da nun die Lumbriciden unter allen uns bekannten Terricolen die lebenskräftigsten und aktivsten sind, die in ihrem eigentlichen Wohngebiete fast Alleinherrscher sind, und die, wie sie es hier jedenfalls in der Vergangenheit getan haben, jetzt überall, wohin sie verschleppt werden, ihre einheimischen Ordnungsgenossen zurückdrängen, so können wir annehmen, daß sie erst seit kurzer Zeit Gelegenheit gehabt haben, nach den Südkontinenten zu gelangen. Sie können also keinesfalls bis vor die Eocänzeit zurückreichen, da sonst anzunehmen wäre, daß sie, wie zahlreiche andere Tierformen, in der obersten Kreidezeit von Nordamerika nach Südamerika gelangt wären. Im Süden vertreten ihre Stelle die Glossoscoleciden[1]), die mindestens etwas älter sein müssen,

1) Die sprachlich unrichtig gebildete Form „scolici“ ist durch den Herausgeber in „scoleci“ geändert.

da aus ihnen sich die Lumbriciden entwickelt haben dürften. Wie weit diese Entwicklung zurückzudatieren ist, dafür kann auf direktem Wege kein bestimmtes Resultat gefunden werden, wahrscheinlich ist nur, daß die Glossoscoleciden nicht viel vor dem Eocän nach Südamerika gelangten, da sie nur transatlantische Beziehungen zeigen. Wir müssen also zunächst ihre Heimat in einem der Nordkontinente suchen und zwar nach dem, was oben über die Kreidezeit gesagt wurde, entweder in Nordamerika oder in Nord-Asien. Das erstere erscheint mir wahrscheinlicher, und wir dürfen die Heimat der Glossoscoleciden wohl in der triasisch-jurassischen Nordatlantis sehen, die genügend isoliert war, um die Entwicklung eines selbständigen Oligochäten-Zweiges zu gestatten. Mindestens bis in die Jurazeit werden wir ja aber wohl die Glossoscoleciden zurückdatieren müssen, da sie eine durchaus selbständige Linie der Terricolen repräsentieren. In keinem andern Kontinente hätte aber damals diese Familie sich mit größerer Aussicht auf konkurrenzlose Entwicklung ausbilden können.

Weiter zurück reichen sicher die Folgerungen, die wir aus der Verbreitung der Megascoleciden ziehen können. Wir wollen hier nur wenige spezielle Verhältnisse herausgreifen, um einen Anfangstermin zu ermitteln, indem die Entwicklung der Terricolen einsetzt. Daß auch die andern Verhältnisse unsern Folgerungen nicht widersprechen, wird weiter unten gezeigt werden. Eine ausgezeichnete Grundlage bieten für unsere paläogeographischen Untersuchungen die Verhältnisse im orientalisch-australischen Gebiete. Michaelsen hat hier drei Altersschichten von terricolen Oligochäten nachgewiesen, von denen die jüngern immer inmitten der ältern sich finden, die in ihren alten Wohngebieten durch die jüngern Formen verdrängt wurden. So finden wir die älteste Schicht vorwiegend in Vorderindien und auf Neuseeland (*Octochaetus*), die mittlere auf Ceylon und in Australien (*Megascolex*, *Notoscolex*, *Plutellus*), die jüngste im hinterindisch-malayisch-papuanischen Gebiete (*Pheretima*). Wenden wir hierauf unsere paläogeographischen Annahmen an, so ergibt sich, daß *Pheretima*, deren Ursprung zweifellos in der orientalischen Region lag, wo von ihrer Stammgattung *Megascolex* 18 Arten sich finden, die moderner sind als die 42 australischen, nur der modernsten Tierschicht der australischen Fauna angehören kann, die wir früher als Muridenschicht bezeichnet haben und die im Miocän und Pliocän nach Australien gelangt ist. Die Ausbreitung von *Megascolex* und seinen nächsten Verwandten kann dann nicht später als in der obern Kreide und im untern Eocän erfolgt sein, wahrscheinlich

eher noch etwas früher. Die Ausbreitung von *Octochaetus* wird dadurch zum mindesten in den Malm zurückverlegt. Noch etwas älter müssen Formen gewesen sein, die *Howascolex* ähnlich waren, von dem Michaelsen *Octochaetus* ableitet. Gleichaltrig mögen dann auch die meisten Acanthodrilinen sein, die in den südlichen Kontinenten nur in sehr zerstreuter Verbreitung erhalten sind. Nehmen wir als Ursprungsformation dieser Tiere den Dogger an, so kommen wir für die Stammform der Megascoleciden *Notiodrilus* auf den Lias, eine Formation, die nach dem oben Gesagten durchaus nicht so weit zurückliegt, als daß wir nicht eine lebende Oligochäten-Gattung bis zu ihr zurückdatieren könnten. Nach der weiten Verbreitung, die *Notiodrilus* noch jetzt im Süden besitzt, wo er doch bei der ihm bald erwachsenen Konkurrenz seiner besser organisierten Nachkommen keine Aussicht auf Vergrößerung seines ursprünglichen Gebietes besaß, ist der Schluß naheliegend, daß seine Heimat im Süden lag, in dem großen Südkontinente, der so recht geeignet war, ein aufstrebendes Geschlecht von Landtieren in seinen Räumen emporsprießen zu lassen. Wir glauben also, daß spätestens im Keuper, wenn nicht früher, die Oligochäten im Südkontinente von der litoralen und limnischen Lebensweise zur terrestrischen übergingen. Eine Besprechung der Moniligastriden, die einen noch etwas ältern Seitenzweig der Megascoleciden-Gruppe darstellen, erübrigt an dieser Stelle, da sie zu keinen neuen paläogeographischen Resultaten führen würde. Ebenso soll erst am Schlusse dieser Besprechung auf die ältern aquatischen Oligochäten-Familien ganz kurz eingegangen werden.

Wir haben die terricolen Familien zunächst in großen Zügen rückwärts verfolgt bis zu ihrem Ursprunge, und wollen nun versuchen, der analytischen Methode die synthetische folgen zu lassen und die geographische Ausbreitung der Oligochäten im einzelnen verfolgen. An der Wurzel der terricolen Oligochäten, abgesehen von den nur teilweise terrestrischen Enchyträiden, stehen die limnischen Haplotaxiden, die gegenwärtig ein sehr zerstreutes Verbreitungsareal besitzen, indem sie in Nordamerika, Europa, Süd-Sibirien und auf Neuseeland sich finden, und zwar sind beide Gattungen, der ältere *Pelodrilus* und der jüngere *Haplotaxis*, in gleicher Weise holarktisch-neuseeländisch, in jedem Gebiete durch je eine Art vertreten. Diese Verbreitung könnte natürlich auch auf jüngerer Verschleppung beruhen, die bei limnischen Oligochäten durch Wasservögel oder auch in Kokons durch Triften leichter eintreten kann als bei den terricolen, indessen ist es auch nicht ausgeschlossen, daß

wir es hier mit einer Relictenverbreitung zu tun haben. Beiläufig erwähnt sei, daß auch eine Reihe Anatiden eine ähnliche Verbreitung besitzen wie die Haplotaxiden, so *Tadorna* und *Fuligula*, sowie unter den Cetaceen die Phocäninen *Pseudorca* und *Beluga*. Trotz dieser Parallele müssen wir eine einst weitere Verbreitung der Haplotaxiden annehmen. Ein weiterer Rest dieser alten limnischen Oligochäten dürften auch die Alluroididen von Britisch Ost-Afrika sein.

Aus den Haplotaxiden gingen also nach unserer Annahme vielleicht während der untern Trias die ältesten der Terricolen hervor, die bald in zwei bzw. drei Zweige sich spalteten. Aus in die Nord-Atlantis gelangten Formen entwickelten sich hier vielleicht vom Kenper ab die Glossoscoleciden. Die typische Familie des Südkontinents werden die Megascoleciden. Eine etwas zweifelhafte Stellung nehmen die ausschließlich orientalischen Moniligastriden ein, die noch etwas tiefer stehen als die Megascoleciden. Da sie kein Gebiet besitzen, in dem sie auch nur einigermaßen vorherrschen, so ist es schwer, über ihre Heimat etwas Bestimmtes auszusagen. Jedenfalls haben ihre Vorfahren den ältesten Megascoleciden nahe gestanden, auch müssen sie ziemlich alt sein und mindestens bis zum Lias zurückgehen. Am wahrscheinlichsten erscheint die Annahme, daß sie damals auf insularem Gebiete sich erhalten haben, das beim Zerfall des Südkontinents im jetzigen Golf von Bengalen bestehen blieb. Von hier verbreitete sich später, d. h. spätestens im Eocän, die altertümlichste Gattung *Desmogaster* nach Birma, Sumatra und Borneo. In den beiden letzten Gebieten entwickelte sich aus ihm *Eupolygaster*, dem vielleicht auch *Moniligaster* von Ceylon nahe steht, und im letztgenannten Gebiete sowie Süd-Dekhan sehen wir endlich die Heimat von dem einen besondern Zweig der Moniligastriden darstellenden *Drawida*, der in einer Art auch Sumatra erreicht hat, wozu eine zweifelhafte von den Philippinen kommt. Die lückenhafte Ausbreitung dürfte wesentlich durch das Emporkommen von *Pheretima* bedingt sein, die die altertümlichern Moniligastriden so einschränkte, daß ihre Ausbreitungswege kaum mehr zu erkennen sind. Wir haben hier also einen dunklen Punkt in der geographischen Geschichte der Terricolen.

Bedeutend günstiger liegen die Verhältnisse bei den Megascoleciden, die wir im Gegensatz zu den Moniligastriden in uns bekannten alten Kontinentalgebieten lokalisieren können. Es entwickelten sich zunächst im Südkontinente Acanthodrilinen, die

*Notiodrilus* sehr nahe standen. Diese Tiere erfüllten jedenfalls den ganzen gewaltigen Südkontinent, auf dessen Gebiet die jetzt noch lebenden Arten samt und sonders mit ein paar ganz verschwindenden Ausnahmen beschränkt sind. Von den wenigen Ausnahmen findet sich eine bei Tepic in Mexiko, die andern kommen auf den antarktischen Inseln vor, die alle in unmittelbarer Nähe des Südkontinents liegen. Eine andere Frage ist freilich, ob die lebenden *Notiodrilus*-Formen seit dem Keuper im großen und ganzen ihr jetziges Wohngebiet inne haben. Unter allen Umständen erscheint dies denkbar bei den Arten im chilenisch-patagonischen Gebiete (7 Arten), auf den Falkland-Inseln (2 Arten), in Süd-Afrika (5 Arten), in Oberguinea (1 Art?), auf Madagascar (2 Arten), in Nord- und West-Australien (4 Arten), auf Neuseeland (3 Arten). Dagegen können die 3 Arten von Guatemala und die 1 von Tepic erst später ihr jetziges Wohngebiet erreicht haben, da dieses während der Jura- und Kreidezeit vom Meere bedeckt war. Besonderes Interesse bieten die Arten von Südgeorgien (1), den Crozet-Inseln (1), Kerguelen (2), den Macquarie-Inseln (1), für die Beddard einen antarktischen Kontinent ins Feld führt, während Michaelsen ihre Ausbreitung durch die Westwindtrift erklären will, in deren Bereich die fraglichen Inseln fallen. Beide Angaben lassen sich begründen, wenn auch nicht mit genügender Sicherheit. Für Michaelsen spricht die nahe Verwandtschaft der in Frage kommenden Arten, zumal eine Varietät von *N. georgianus* in Süd-Patagonien sich findet, und die 3 Falkland-Arten, von denen eine auch patagonisch ist, ebenfalls nahe verwandt sind. Auch sind zum wenigsten *N. georgianus* und *N. kerguelarum* litoral angetroffen worden, konnten also sehr wohl durch Trift von Patagonien verbreitet sein. Endlich glaubt Michaelsen annehmen zu dürfen, daß diese Tiere erst in jüngster Zeit die Inseln erreicht haben können, da diese während der Diluvialzeit unter Inlandeismassen begraben waren und da er aus dem Fehlen von endemischen Lumbriciden in den einst eisbedeckten Gebieten Europas und Nordamerikas den Schluß zieht, daß dadurch das Leben der Oligochäten unmöglich gemacht wurde. Indessen lassen sich gegen seine Annahmen erhebliche Einwendungen machen. Zunächst sind diluviale Inlandeisgebiete durchaus nicht immer leer von endemischen Oligochäten, man denke nur an das patagonische Gebiet, das eine ganz typische Terricolen-Fauna besitzt. Es werden eben doch zum mindesten in der Nähe der Küste ähnlich wie jetzt in Grönland Gebiete eisfrei geblieben sein, die die Erhaltung von alten Oligo-

chätenformen ermöglichten. Kennen wir doch, wenn auch eingeschleppt, von Terricolen aus Grönland die Lumbriciden *Helodrilus octaedrus*, *H. chloroticus*, in Spitzbergen die Enchytraeide *Fridericia leydigi* und eine Art von *Mesenchytraeus*. Dazu kommen noch litorale Arten von *Enchytraeus* (1 Grönland, 1 Bäreninsel), *Lumbricillus* (2 Grönland, 1 Spitzbergen, 1 Bäreninsel), *Marionina* (1 Bäreninsel). Wir können also recht wohl annehmen, daß Kerguelen und die andern antarktischen Inseln doch noch eisfreie Ränder besaßen, die eine spärliche Oligochäten-Fauna ermöglichten. Auffällig ist es ja immerhin, daß abgesehen von einer Art auf Kerguelen fast nur Vertreter der ältesten Oligochäten-Familien sich finden, nur ein einziger eingeschleppter Lumbricide wird von Michaelsen für Kerguelen angegeben. Nun gehörten freilich die oben genannten Inseln nach der bisherigen Annahme nicht mehr dem Triaskontinente an, indessen ist einmal die Führung der Südküste des Südkontinents noch sehr unsicher, und es erscheint wohl möglich, daß sie auch die genannten Inseln noch einschloß; war dies aber auch nicht der Fall, so konnten doch jedenfalls die Oligochäten leichter die geringere Entfernung überschreiten als jetzt die riesigen Abstände zwischen den zerstreuten Gebieten, betragen doch die Abstände zwischen Südgeorgien, den Crozet-Inseln, Kerguelen und den Macquarie-Inseln etwa 6000, 1500 bzw. 6000 km. Wir hätten es hier also mit ganz kolossalen Triftweiten zu tun, wobei aber nicht unerwähnt bleiben soll, daß z. B. auch die regenpfeiferartigen Chionididen eine ähnliche Ausbreitung zeigen, indem *Chionis alba* auf Feuerland, den Falkland-Inseln und Südgeorgien, *Ch. minor* auf den Crozet-Inseln und Kerguelen lebt. Es ist also jedenfalls die Möglichkeit vorhanden, auf den antarktischen Inseln Relictenformen zu finden. Sehen wir uns die Formen im einzelnen an, so wird die Trifttheorie wahrscheinlich Geltung haben bei *N. georgianus* wegen seiner engen Beziehungen zu Patagonien. Allenfalls könnte sie auch für einzelne Formen der Kerguelen gelten, besonders für *N. kerguelarum*, bei dem man übrigens auch an eine Verbreitung mit Hilfe der Chionididen denken könnte. Als noch weniger gesichert erscheint mir die Annahme für *N. kerguelenensis* und *N. crozetensis*, da ihr litorales Vorkommen nicht nachgewiesen ist, und am wenigsten wahrscheinlich für *N. macquariensis*, da von dem kleinen Kerguelengebiete aus die Verschleppung auf so große Entfernungen natürlich weit schwerer erscheint als von dem viel größern patagonischen. Die nahe Verwandtschaft mit *N. kerguelarum* läßt sich freilich nicht abstreiten, doch hat sie bei dem

hohen Alter, das wir den Oligochäten-Gattungen zuschreiben müssen, nicht allzu große Bedeutung. Auf den kontinentalen Landflächen sind die *Notiodrilus*-Arten fast nur in Rückzugsgebieten zu finden. Als solche sind zunächst die 3 Inseln Madagascar (2 Arten), Neuseeland (3 Arten) und Neukaledonien (1 Art) zu erwähnen. Bei dem letztern spricht das Vorhandensein des *N. obtusus* für eine verhältnismäßig frühe Abtrennung der Insel. In Australien sind alle 3 Arten auf den Norden und Westen beschränkt, d. h. auf die am wenigsten günstigen Wohngebiete. In Afrika zeigt sich auch für die Oligochäten das Kapland mit 5 *Notiodrilus*-Arten als bevorzugtes Rückzugsgebiet, wie es z. B. ein solches auch für schwache Menschenrassen (Hottentotten) und für alte Säugetierfamilien wie z. B. die Chrysochloriden ist. Der nicht ganz sicher bestimmte *N. valdiviae* von Victoria in Kamerun könnte seinem Vorkommen nach recht gut zu *Notiodrilus* gehören, da auch West-Afrika ein Zufluchtsgebiet für ältere Tierformen bildet (*Potamogalidae*!). In Südamerika kommen endlich als Rückzugsgebiete Chile und Patagonien in Frage, von denen schon oben die Rede war. Bemerkenswert sind endlich die 3 Arten von Guatemala und die 1 von Mexiko, da wir deren Ausbreitung als eine verhältnismäßig junge ansehen müssen, wenn sie sich nicht vielleicht auf kleinen Inseln erhielten, die während der Trennung der beiden Amerika hier sicher vorausgesetzt werden müssen. Wir können uns ja auch kaum eine jungtertiäre Ausbreitung von *Notiodrilus* nach Norden vorstellen, da er im tropischen Amerika so völlig durch die jüngern Glossoscoleciden verdrängt ist.

Wenden wir uns nun den andern Gruppen der Acanthodrilinen zu, so sehen wir, daß diese in mindestens 6 verschiedene Linien sich spalten, die in Neuseeland, Neucaledonien, Australien, Vorderindien, Madagascar und der Süd-Atlantis sich entwickelten. Die erste Linie wird durch *Maoridrilus* repräsentiert, an den *Plagiochaeta* und *Neodrilus* sich anschließen, alle drei rein terrester und fast ganz auf die Südinsel beschränkt. Eine Parallellinie repräsentiert jedenfalls *Microscolex*, der auch auf den Chatham-Inseln heimisch ist, während sein Vorkommen in Californien nach Michaelsen nur auf Verschleppung beruhen dürfte. Sollte dies nicht der Fall sein, so würde *Microscolex* sich in seiner Verbreitung an *Plutellus* und *Notoscolex* anschließen. Auf Neucaledonien entwickelte sich *Acanthodrilus ungulatus*, auf den jetzt dieser früher in weiterm Umfange gebrauchte Name beschränkt worden ist. Hiernach hat es den Anschein, als wäre Neucaledonien zum mindesten gleichzeitig mit Neuseeland von

dem australischen Kontinent abgetrennt worden, wenn nicht früher, da ihm die Octochätinen fehlen, indessen könnten auch lokale Verhältnisse ein Eindringen dieser Gruppe verhindert haben, und die Verbreitung der Oligochäten allein genügt noch nicht, um das Alter der neucaledonischen Isolierung etwa bis zum Malm zurückzudatieren. Wenn wir die Gesamtfauna der Insel ins Auge fassen, ist es vielmehr am wahrscheinlichsten, daß sie erst im Senon oder im ältern Eocän sich abgetrennt hat. Australien entwickelte im Osten *Diplotrema*, an die der weitverzweigte Megascolecinen-Ast sich anschließt, den wir unten verfolgen wollen (S. 298). Diese drei Linien gehörten dem australischen Teile des Südkontinents an. Im süd-atlantischen suchen wir die Heimat von *Howascolex* in Dekhan, das mit Madagascar landfest verbunden war, aber auch mit Asien bis zum Dogger in Verbindung stand. Jetzt lebt *Howascolex* nur in Süd-Madagascar, doch steht die Gattung sowohl den amerikanischen Diplocardinen wie den orientalisch-neuseeländischen Octochätinen nahe, und die Ausbreitung dieser Gruppe erklärt sich am einfachsten, wie unten gezeigt werden soll (S. 303), wenn wir ihre Stammform in Vorderindien sich entwickeln lassen, wo sie später durch ihre Nachkommen verdrängt wurde, sodaß sie sich nach der Kreidezeit eben nur in Madagascar erhielt, wo sie vorher ihrerseits die Parallellinie *Maheina* verdrängt haben mußte. Diese Gattung lebt jetzt nur auf den Seychellen, indessen gehen wir wohl nicht fehl, wenn wir ihre Heimat im südlichen Teile der afrikanisch-indischen Landbrücke suchen. Als letzte ist schließlich die *Chilota*-Gruppe zu erwähnen, zu der auch die etwas jüngere Gattung *Yagansia* gehört. Beide Gattungen sind typisch amphiatlantisch, indem sie in Süd-Afrika 10 bzw. 1, im patagonischen Gebiete 18 bzw. 12 Arten besitzen. Hiernach scheint uns eher der amerikanische Teil der Süd-Atlantis die Heimat dieser Gruppe zu sein und das um so mehr, als es sehr leicht denkbar erscheint, daß *Maheina* auch Süd-Afrika in sein altes Verbreitungsgebiet einbezogen hatte. Jedenfalls haben sich aber in der Kreidezeit beide Gattungen unserer Gruppe über die ganze Süd-Atlantis ausgebreitet, in der sie lange Zeit keiner Konkurrenz begegneten, wenigstens nicht in der untern Kreide. Erst in der obern begann jedenfalls ihre Zurückdrängung, die in Afrika gründlicher erfolgte als in Südamerika, da letzteres ausgedehntere Rückzugsgebiete darbot. Unter den eben geschilderten Umständen gewinnt auch das Vorkommen von *Chilota exul* auf den Kap Verdeschen Inseln größere Bedeutung, welche Art Michaelsen als möglicher-

weise eingeschleppt bezeichnet. Da aber diese Inselgruppe bis zur untern Kreide einen Teil der Süd-Atlantis bildete, vom Cenoman an aber isoliert war, so ist es ganz erklärlich, daß hier gerade als einziger Oligochäte diese altertümliche Form erhalten wurde. Die paläogeographischen Verhältnisse sprechen unbedingt dafür, daß *Ch. exul* auf St. Antonio endemisch ist, und hiernach wären die Inseln trotz ihrer abgelegenen Lage an das süd-afrikanische Terricolengebiet anzuschließen.

Nachdem wir so die Stammgruppen der Megascoleciden kurz betrachtet haben, wenden wir uns den andern Unterfamilien zu und zwar als erster den Megascolecinen, die an *Diplotrema* sich anschließen. Als Heimat derselben ist Australien anzusehen, als Entwicklungszeit der Malm oder die untere Kreidezeit. Für die letztere Zeitbestimmung spricht der Umstand, daß die Unterfamilie auf Neuseeland fehlt, sodaß ihre Entwicklung, wie auch Kobelt meint, erst nach Abtrennung dieser Insel stattgefunden haben dürfte. Diese kann aber nicht früher als in der untern Kreide erfolgt sein, wahrscheinlicherweise etwas später. Schließlich könnten ja die neuen Formen in Australien schon ruhig sich entwickelt haben, ohne Neuseeland zu erreichen, auch als dieses noch mit Australien zusammenhing, wenn sie nur nicht wesentlich über den Wendekreis nordwärts reichten, da bis zu dieser Breite die tief einschneidende Queenslandbucht beide Gebiete deutlich sonderte. Hiernach ist also die Annahme doch nicht ganz von der Hand zu weisen, daß die Entwicklung von *Diplotrema* ebenso wie die der andern direkt an *Notiodrilus* sich anschließenden Gattungen in den Dogger fallen dürfte, während aus *Diplotrema* im Malm im Südosten Australiens zunächst *Plutellus* sich entwickelte. Sind doch von den 39 australischen Arten dieser Gattung 22 (= 56%) in Victoria, je 7 (= 18%) in Tasmanien und Neusüdwales, und nur 3 (= 8%) in Queensland zu finden, was mit unserer eben gemachten Annahme recht gut in Einklang steht, wie daß überhaupt der Südosten Australiens das Kernland der Megascolecinen ist. Hier hat denn auch in der Hauptsache die Weiterentwicklung der Unterfamilie stattgefunden, hier entwickelten sich aus *Plutellus Fletcherodrilus*, *Diporochaeta*, *Megascolides* und *Trinephrus*, hier ging aus einer der beiden letzten Gattungen *Notoscolex* hervor, und zwar muß diese Entwicklung aus später zu erörternden Gründen in der Kreidezeit stattgefunden haben. In diese, und zwar ins Senon, ist dann jedenfalls die Ausbildung von *Megascolex* zu setzen, während der rein

australische Seitenzweig *Digaster* mit *Didymogaster* und *Perissogaster* sich wohl sicher erst im Laufe der Tertiärzeit etwa zwischen dem Eocän und dem Pliocän entwickelt hat. Über diese australischen Zweige läßt sich nichts wesentliches weiter sagen. Dagegen sind nun noch die peripheren Gebiete der Megascolecinen zu betrachten. Als solches kommt zunächst Neuseeland in Frage. Hier wie auf den Chatham-Inseln findet sich je eine Art von *Diporochaeta*, auf Neuseeland auch je eine Art von *Notoscolex* und von *Didymogaster*. Alle vier sieht Michaelsen für eingeschleppt an. Bei *Didymogaster* ist dies wohl sicher anzunehmen, zumal hier sogar die Art in beiden Gebieten identisch ist, bei *Diporochaeta* läßt sich dagegen noch ein anderer Weg zur Erklärung finden. Den Beginn der Gattung würden wir etwa in den Anfang der Kreidezeit setzen, die völlige Trennung Neuseelands von Australien wurde dagegen vom Verfasser aus allgemeinen Gründen in die obere Kreidezeit gesetzt. Es hätte hiernach also *Diporochaeta* zu Lande nach Neuseeland gelangen können. Daß nicht auch andere Gattungen hierher kamen, ist nicht weiter wunderbar, da wir annehmen müssen, daß überhaupt erst um diese Zeit die Megascolecinen anfingen, sich über das eigentlich australische Gebiet hinaus auszubreiten. *Notoscolex* hat nach unserer Annahme erst in der obern Kreide sich verbreitet, doch wäre selbst damals noch eine natürliche Verschleppung nach Neuseeland denkbar ebensogut wie der Übergang dieser Gattung nach den indischen Gebieten. Die zweifelhafte vorderindische Art von *Diporochaeta* ist zu wenig ihrem Ursprungsorte nach bestimmt, als daß sie berücksichtigt werden könnte, dagegen schließt sich an diese Gattung *Perionyx* an, die vorwiegend orientalisch ist. Sie dürfte mit *Plutellus* und *Notoscolex* eine Gruppe bilden, die 2 bzw. 7 Arten auf Ceylon besitzen. Da alle diese Gattungen spätestens in der obern Kreide sich ausgebildet haben mögen, so können wir annehmen, daß sie damals auch anderwärts sich ausbreiteten. Wenn auch keine direkte Landverbindung zwischen Australien und dem Angarakontinente existierte, so müssen sie sich doch damals genug genähert haben, um einen Oligochäten-Austausch zu gestatten, wie schon oben erwähnt wurde (S. 288). Daß dieser nur einseitig war, dürfte sich aus dem Verlaufe der damaligen Meeresströmungen erklären. Die Gattungen *Plutellus* und *Notoscolex* erhielten sich im wesentlichen unverändert, wobei die jüngere in zahlreichern Arten sich differenzierte, ebenso könnte damals *Diporochaeta pellucida* in Vorderindien sich ausgebildet haben. Im festländischen Indien und seinen Nach-

bargebieten aber ging aus *Diporochaeta Perionyx* hervor, der wahrscheinlich im Pliocän mit den Antilopiden und andern Tieren der Sivalik-Fauna Ost-Afrika erreichte.

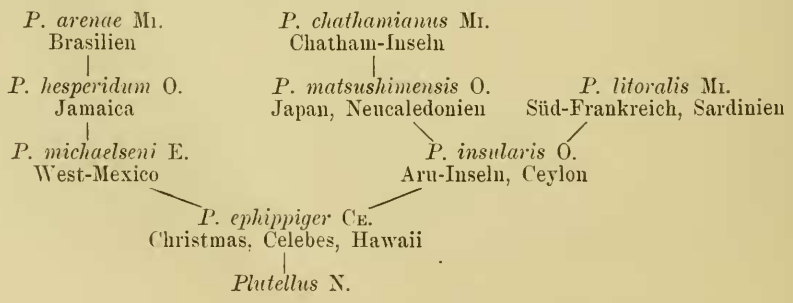
Auch *Megascolex* ist in die orientalische Region gekommen, vielleicht etwas später als die genannten Gattungen entsprechend seiner größern Jugend, aber doch noch während der Kreidezeit. Hauptsächlich findet er sich auf Ceylon, indessen fehlt er auch in Vorderindien nicht völlig, sodaß wir nicht nötig haben, eine direkte Verbindung zwischen Ceylon und dem Malayischen Archipel anzunehmen. Es haben sich eben in Vorderindien die Moniligastriden in ihrer jüngsten Form *Drawida* ebenso wie die Octochätinen zu behaupten verstanden, vielleicht haben auch die Trigastrinen hier die Megascolecinen zurückgedrängt. Östlich des Bengalischen Meerbusens wurde *Megascolex* bald durch neue Formen abgelöst. Hier gingen aus ihm *Plionogaster* und *Pheretima* hervor. Als Heimat des erstern sind wohl die Philippinen anzusehen, und hier hat er sich wohl schon vor der im Pliocän erfolgten Isolierung entwickelt. Nach Ternate mag er in gleicher Weise gekommen sein wie z. B. die Hydromyinen, die auch im Pliocän von den Philippinen aus über die Molukken Australien erreicht haben müssen. *Pheretima* endlich erlangte die größte Differenzierung aller Oligochäten mit mindestens 120 Arten und 20 Unterarten und breitete sich jedenfalls hauptsächlich im Pliocän weit aus. Von den Arten finden sich 40 (= 33 %) mit Unterarten 42, im sundanesischen Gebiete, davon 35 auf Sumatra, Borneo oder Malakka, dazu kommen aber noch eine ganze Anzahl der als peregrin bezeichneten Arten. Weiter fallen von endemischen Arten 18 (mit Unterarten) auf Celebes und die Molukken, je 11 auf Neuguinea und Melanesien bzw. Japan. Hiernach dürfen wir das Heimatgebiet von *Pheretima* wohl in dem Gebiete suchen, das Wallace als Malaya bezeichnete, im engern Sinne vielleicht auf Borneo, von wo die Gattung ebenso nach Südosten wie nach Nordosten sich ausbreiten konnte. Unter den peripheren Arten verdienen zwei Arten Erwähnung, die auf Madagascar und den Seychellen bzw. auf Ceylon leben. Nach Michaelsen gehören sie zu den altertümlichsten Arten, die *Megaloscolex* noch nahe stehen. Ist die madagassische Form wirklich endemisch, so muß diese Ausbreitung noch ins Ende der Kreidezeit fallen, da nur bis dahin Vorderindien landfest mit Madagaskar zusammenhing. Wir müßten hiernach *Pheretima* bereits bis zum Senon zurückdatieren. Diese ältere Ausbreitung war indessen ziemlich bedeutungslos, damals kam

*Pheretima* offenbar noch nicht die Lebenskraft der Jetztzeit zu. In Japan bilden die *Pheretima*-Arten ein südliches Element wie die Cynopitheciden, die Pteropiden, Typhlopiden, Elapiden und Cyprinodontiden, mit denen sie über die chinesische Landbrücke vielleicht von Fokien aus nach Japan gelangt sein mögen und zwar im Laufe des Pliocäns, da diese Brücke im ältern Diluvium versunken sein muß. Die *Pheretima*-Arten östlich von den Salomonen sieht Michaelsen als nicht endemisch an, wobei ihm der Paläogeograph nur zustimmen kann, denn es erscheint fast unmöglich, für die neuere Zeit eine Ausbreitung der Tiere bis Samoa und gar Tahiti zu erklären, eher ginge dies bei den Neuen Hebriden oder den Fidschi-Inseln, sind doch letztere auch von den Raniden erreicht worden, die wir ebenfalls als junge Bewohner der australischen Region ansehen müssen, die erst seit dem Pliocän von Indien aus bis Neuguinea und zu den Salomonen sich ausgebreitet haben und nur ganz isoliert auf den Fidschi-Inseln vorkommen. Wie sie hätte auch *Pheretima* die Inselgruppe erreichen können.

Es bleiben nur noch die nordamerikanischen Vorkommnisse von *Plutellus* und *Notoscolex* zu erörtern. Eine direkte Verbindung zwischen Nordamerika und Australien hat sicher nie bestanden, es müssen demnach beide Gattungen früher in Ländern gelebt haben, wo sie jetzt fehlen. Zwei Wege standen ihnen zur Verfügung, entweder sie kamen über Asien oder über Südamerika nach Californien, und zwar muß ihre Wanderung in die obere Kreidezeit fallen, in die Zeit zwischen Cenoman und Senon. Wenn die Gattungen in einem alten Gebiete fehlen, so müssen sie entweder durch Naturgewalten wie durch Eis- oder Meerbedeckung oder durch stärkere Formen verdrängt sein. Beides trifft in Ost-Asien nicht zu. Das Oligochäten-Gebiet ist hier nur sehr schmal, und Meereseinbrüche, Eisbedeckung und Wüstenbildung sind nicht in nennenswertem Maße seit der Kreidezeit eingetreten. Anders bei Südamerika. Hier ist die pacifische Landbrücke im Meere versunken und das südamerikanische Durchgangsgebiet ist durchweg von Glossoscoleciden besetzt, die alle andern Formen verdrängten. Es ist also kein Wunder, das gerade hier die Megascolecinen nicht mehr vorhanden sind. Dazu kommt als ein sehr wesentlicher Faktor, daß die Tiere immer in ähnlichen Klimaten blieben. Wir dürfen also annehmen, daß die beiden Gattungen in der obern Kreide nach Südamerika und von hier über Mexiko nach Nordamerika gelangt sind, wo sie sich in

6 Arten erhielten, während sie im Zwischengebiete ausstarben wie *Megascolex* im Malayischen Archipel.

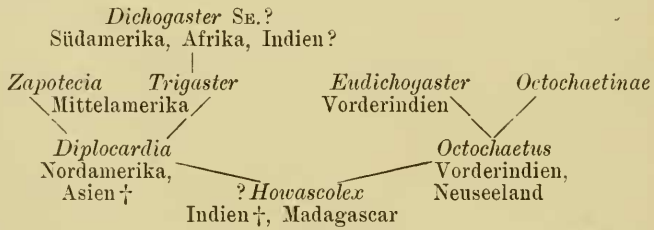
Weit umfänglicher ist die Verbreitung des litoralen *Pontodrilus*, der jetzt in Süd-Europa, Ceylon, Ostindien, Japan, Melanesien, Hawaii, Mittelamerika und Brasilien sich findet. Da die Gattung direkt an *Plutellus* sich anschließt, kann sie bis an den Beginn der Kreidezeit zurückreichen, wenn dies auch nicht unbedingt nötig ist. Für die Ausbreitung nach Süd-Europa scheint das miocäne persisch-syrische Meer am geeignetsten, an dessen Ufern der Oligochäte fortwandern konnte. Jedenfalls ist dies der letzte Termin. Bis ins Oligocän mag zurückreichen die Verbreitung von *P. matsushimensis* (Japan, Neukaledonien), da vorher keine direkte Verbindung zwischen beiden Gebieten existierte. Schon in der obern Kreide muß sich aber *Pontodrilus* an der Küste des nordpacifischen Ozeans ausgebreitet haben, die ihn nach Californien und wohl auch nach Hawaii führte, das merkwürdigerweise dieselbe Art *P. ephippiger* besitzt wie Celebes und die Christmas-Insel. Im Eocän konnten dann Arten auch nach Westindien, Florida und Brasilien gelangen, sobald die Verbindung zwischen Nord- und Südamerika gelöst war. Wir können also folgende Ausbreitung von *Pontodrilus* vermuten. Er entwickelte sich in der untern Kreide an der Nordküste von Australien. Von hier breiteten zunächst die nord-pacifischen und amerikanischen Formen sich aus. Im Oligocän folgte die Ausbreitung nach Neucaledonien und den Chatham-Inseln, vielleicht auch nach Ceylon, im Miocän die nach Europa. Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten sind, wie Michaelsen erklärt, noch sehr unklar, nach ihrer Verbreitung und der eben skizzierten Annahme ihrer Ausbreitung würden etwa folgender Zusammenhang denkbar sein, den Verfasser allerdings nicht anatomisch zu begründen vermag, der vielmehr rein auf geographischer Grundlage steht und vom Spezialisten nachgeprüft werden muß (dabei ist auch das mutmaßliche Alter durch die Anfänge der Formationsnamen angedeutet).



Eine Gruppe von 3 Unterfamilien schließt sich an den schon erwähnten *Howascolex* an. Zuerst kommen da die Octochaetinen. In diesen sehen wir die direkte indische Fortsetzung der Stammform, die bis zum Cenoman im indischen Gebiete herrschend blieb, bis die aus Australien kommenden Megascolecinen ihr Wohngebiet einengten. Der Beginn der Gattung *Octochaetus* muß noch im Dogger liegen, da sie infolge der Transgression des Malm, die auch das Gangesgebiet überflutete, später nicht nach Osten hätte gelangen können. Sie muß also im Dogger den Süden des Angarakontinents erreicht haben und im Malm nach Neuseeland gelangt sein, wo sie jetzt die meisten Arten besitzt und wo *Dinodrilus* von ihr sich abzweigte. Nach Australien selbst ist *Octochaetus* dagegen jedenfalls nicht gelangt. In Hinterindien, auf Birma und dem malayischen Gebiete wurde die Unterfamilie durch die Megascolecinen in der Kreide völlig verdrängt, in Vorderindien zweigte *Eutyphaeus* sich ab. Daß *Hoplochaetella* sich an *Dinodrilus* anschließen sollte, erscheint schwer glaublich, wir müßten geradezu annehmen, *Dinodrilus* hätte bereits in Indien, vielleicht im Osten sich entwickelt und sei von hier mit *Octochaetus* nach Neuseeland vorgedrungen, während seine zurückgebliebenen Arten teils ausstarben, teils zu *Hoplochaetella* sich umbildeten.

Eine zweite Linie, die von *Howascolex* ausgeht, sind die amerikanischen Diplocardinen. Auch deren Ausbreitung ist paläogeographisch gut verständlich. Während die Octochaetinen nach Südosten sich ausbreiteten, gingen jene nach Nordosten und bildeten im Malm und in der untern Kreide, vielleicht auch noch länger, die Oligochäten-Fauna des Angarakontinents, in dem sie jetzt freilich völlig fehlen, verdrängt wohl hauptsächlich durch die Lumbriciden. Im Cenoman trat der Kontinent, wie oben erwähnt, mit dem westlichsten Teile von Nordamerika in Verbindung, und so gelangten die Diplocardinen nach Californien, wo sie schließlich mit den südlichen Megascoleciden zusammentrafen. Im Laufe der obern Kreidezeit konnten sie sich weiter ausbreiten, und schon im Alttertiär bildete wohl in Mexico *Zapotecia* sich aus, die etwa im Miocän nach Haiti gelangen konnte, als das Gebirge sich auffaltete und Zentralamerika zeitweise mit Westindien zusammenhing. Noch früher hatten sich sicher die Trigastrinen abgetrennt, für die Michaelsen drei genetische Entwicklungen gibt. Der erste Fall, der allein alle drei Trigastrinen zusammenfaßt, ist paläogeograpisch kaum erklärbar, da der orientalische *Eudichogaster* sich vom neotropischen *Trigaster* direkt herleiten soll. Denkbar sind Fall B u. C, bei denen beiden die

Unterfamilie als eine unnatürliche erscheint. Die Stammgattung ist nach dem Fall C *Trigaster*, jetzt wie *Zapotecia* verbreitet, mit der zusammen sie sich ausgebreitet haben mag. Indessen muß ihr Alter sicher bis zur obern Kreide zurückreichen. Aus ihr ist noch in Amerika *Dichogaster* hervorgegangen, ist dann über Südamerika im Senon oder Eocän nach Afrika gelangt und von hier im Pliocän vielleicht nach Indien. *Eudichogaster* aber schließt nach ihm an *Octochaetus* sich an, was recht wohl denkbar erscheint. Nach dem Fall B ist dasselbe der Fall, aber aus *Eudichogaster* ist *Dichogaster* hervorgegangen; dessen Ausbreitung hätte sich dann in der umgekehrten Richtung vollzogen, da wir die Entwicklung von *Octochaetus* an das Ende des Doggers versetzten und später keine direkte Verbindung zwischen Indien und Afrika vor dem Pliocän existierte, wir auch nicht annehmen können, daß die Wanderung über Madagascar erfolgte, da wir hier sonst Arten dieser hochentwickelten und aktiven Gattung finden müßten. Es müßte also die Entwicklung von *Octochaetus*, *Eudichogaster* und *Dichogaster* sich auf den Dogger zusammendrängen und zwar auf dessen untere zwei Drittel, da die Transgression bereits im Kelloway beginnt, eine nicht allzu wahrscheinliche Annahme. *Dichogaster* wäre dann bereits im Malm nach Amerika gelangt. *Trigaster* dagegen schlösse allein an *Diplocardia* sich an. Nach dem eben Gesagten scheint uns doch der dritte von Michaelsen angenommene Fall paläogeographisch am wahrscheinlichsten, nach dem die genetische Zuordnung der drei verwandten Familien die folgende ist:




Besprechenswert ist nur noch die Gattung *Dichogaster*. Ihr Hauptgebiet ist das tropische Afrika, indem sie in Südamerika jedenfalls der Konkurrenz der Glossoscolecinen erlag. Nur in Mittelamerika blieb die Gattung erhalten, da hier die Glossoscolecinen fehlen, ja sie ist hier mit 9 Arten die am reichsten spezialisierte Oligochäte. In Afrika dagegen finden sich 58 endemische Arten und von den peregrinen werden noch 7 sicher als ursprünglich afrikanisch sich bezeichnen lassen, das sind von den 86 Arten 67

bzw. 76%! Der Osten und Westen der afrikanischen Tropen sind beide reich an *Dichogaster*-Arten. Alle orientalischen Formen sieht Michaelsen schon ihrer relativen Kleinheit wegen für verschleppt an, es sind im ganzen sechs, von denen drei über größere Gebiete zerstreut, also als peregrin zu bezeichnen sind. Wenn nicht durch den Menschen verschleppt, sind sie jedenfalls erst im Pliocän nach Indien gelangt, wo sie bis Celebes und Timor sowie Neuguinea gelangt sind, in dessen Fauna sie mit *Pheretima* das jüngste Element darstellen, das selbständig hierher gelangt sein kann. Ob man gleiches auch von der Art der Samoa-Inseln (*D. reinckei*) behaupten kann, erscheint allerdings sehr fraglich, hier ist der Sprung denn doch zu beträchtlich und der Schluß durch kein Analogon bei Landtieren gerechtfertigt, wie etwa unser Schluß betreffs *Pheretima* auf den Fidschi-Inseln. Wir sehen, daß bei den eben betrachteten Gruppen die Systematik in Zweifel ist, hier könnte vielleicht die Paläogeographie helfend eingreifen, wie ja Michaelsen mit Recht darauf hinweist, daß die Systematik durch die geographische Verbreitung eines Tieres wertvolle Fingerzeige über seine Verwandtschaft erlangen kann.

Es bleibt uns nun ein letzter Zweig der Megascoleciden übrig, der direkt an *Notiodrilus* sich anschließen soll; ihm gehören zunächst die Ocnerodrilinen an, deren älteste und Stammform die limnische *Kerria* ist, die demnach mit den andern Megascolecidenzweigen zunächst nicht konkurrieren konnte. Ihre Heimat war zweifellos das tropische Südamerika, wo wir ihre Entwicklung ebenfalls in den Dogger verlegen möchten. Jetzt findet sich *Kerria* auch in Niedercalifornien, wohin sie am wahrscheinlichsten in der Zeit vom Eocän bis zum Miocän gekommen ist, da damals der zu überschreitende Meeresarm relativ schmal war. Hieraus erklärt es sich auch, daß die Gruppe im ganzen auf die Süd-Atlantis beschränkt blieb. Aus *Kerria* ging zunächst *Ocnerodrilus* hervor, der wie *Kerria* Nieder-Californien erreichte. Doch da er auch in Mexico und Guatemala gefunden wurde, so ist er jedenfalls auf dem Landwege hierher gelangt, also entweder in der obern Kreide oder seit dem Pliocän. Wahrscheinlicher scheint mir die erste Annahme, da seit dem Eocän im tropischen Südamerika die Glossoscolecinen vorherrschen, die dann wohl eher nach Norden sich ausgebreitet haben würden, als die spärlichen Ocnerodrilinen, wenn sie auch mit diesen amphibischen Tieren nicht in vollem Maße konkurrieren. Ob die eine als afrikanisch bezeichnete Art lokal richtig bestimmt ist, läßt sich nicht

sicher feststellen, nach Afrika sind die Ocnerodrilinen jedenfalls schon früh gekommen. Hier schließt sich zunächst der vorwiegend limnische *Pygmaeodrilus* vielleicht direkt an *Kerria* oder auch an *Ocnerodrilus* an, die Hauptlinie aber wird durch *Gordiodrilus* eingeleitet, von welcher terrestrischen Gattung nur eine zweifelhafte Art von Westindien angeführt wird. Hieran schließt sich *Nannodrilus*, der nordwärts bis Ägypten reicht und an diesen *Nematogenia*, von der eine in Kamerun lebende Art auch bei Panama gefunden wurde, ein Fund von etwas zweifelhaftem Werte, da hier der Verdacht der Verschleppung nahe liegt. Endlich schließen an *Gordiodrilus* die rein tropisch-äthiopischen Eudrilinen sich an, über deren genetischen Zusammenhang nach Michaelsen sich noch nichts Bestimmtes aussagen läßt.

Wir hatten bereits oben (S. 291) bemerkt, daß vermutlich aus in der untern Trias nach der Nord-Atlantis gelangten Urterricolen sich die Glossoscoleciden entwickelt haben mögen. Da sie dem lebenden *Criodrilus* nahe gestanden haben müssen, so sind sie vielleicht wie dieser limnisch gewesen. In welcher Weise die Criodrilinen sich ausgebreitet haben, läßt sich schwer angeben. Jedenfalls ist *Criodrilus* und mit ihm vielleicht auch der aus ihm hervorgegangene *Sparganophilus* in der Kreide in die Süd-Atlantis gelangt, wo in Afrika aus ihm sich *Alma* entwickelte, während die beiden andern Gattungen nach Europa gelangten. In der Süd-Atlantis gingen aus ihnen die übrigen Glossoscoleciden hervor. An *Sparganophilus* schließen die rein terrestrischen Glossoscolecinen sich an, die im tropischen Südamerika die alten Bewohner, die Ocnerodrilinen, Megascolecinen und die *Chilota*-Gruppe zurückdrängten und sich zu Alleinherrschern machten. Bemerkenswert ist, daß für Westindien die ältesten Gattungen angegeben werden, wie *Onychochaeta*, *Hesperoscolex* und die litoralen *Diachaeta* und *Pontoscolex*. Es ist dies kaum ein Zufall, wenn auch Verschleppung mit in Frage kommen sollte. Denn gerade Westindien ist wie Süd-Afrika ein typisches Relictengebiet, das z. B. auch unter den Säugetieren in den Solenodontiden alte Formen erhalten hat. Die beiden ersten Formen könnten noch auf dem Landwege die Antillen erreicht haben, die litoralen jüngern dagegen wohl sicher durch Trift. Sonst ist kaum etwas über diese Unterfamilie zu sagen. Die übrigen Glossoscoleciden gehören dem Osten an. In Nord-Afrika entwickelten sich jedenfalls die Hormogastrinen, und *Hormogaster* gelangte im Oligocän auf die europäisch-mittelmeerischen Inseln. In Toskana,

Rom, Sardinien, Sizilien und Tunis hat er sich erhalten; merkwürdigerweise kennt man ihn nicht von Korsika, das doch sonst z. B. in seiner Mollusken-Fauna so eng mit Sardinien und Toscana zusammengehört. In Afrika selbst aber erwuchsen aus *Criodrilus* die Microchaetinen und zwar zunächst die beiden limnischen Gattungen *Callidrilus* und *Glyphidrilus* in Ost-Afrika, wo die Konkurrenz der ältern Eudrilinen weniger drückend war. *Glyphidrilus* gelangte im Pliocän auch nach der orientalischen Region bis Celebes und Flores. In Afrika schließen an ihn die süd-afrikanischen *Microchaetus*, *Geogenia* und *Tritogenia* sich an, während aus *Callidrilus* *Kynotus* hervorging, der auf Madagascar den ältern *Howascolex* auf den äußersten Süden zurückdrängte und selbst die ganze Insel in 10 Arten besetzte.

In der eocänen Nord-Atlantis spielen die Rolle der Glossoscoleciden die aus ihren ältern Formen hervorgegangenen Lumbriciden, deren Verbreitung nicht des Rätselhaften entbehrt. Merkwürdig ist besonders ihre geringe Verbreitung in Nordamerika, wo ihr Stammgebiet ganz östlich der Alleghanies liegt. Es hat hiernach den Anschein, als wären sie ursprünglich gar nicht hier heimisch gewesen und erst später von Osten her eingewandert. Es gibt hierfür nur eine Erklärung. Die nach unserer Annahme im Cenoman vom Angarakontinente her eindringenden Diplocardinen haben die Glossoscoleciden aus ihrem ursprünglichen Wohngebiete verdrängt. Die typischen Formen gingen nach dem Süden, untermengt mit Trigastrinen, die andern nach Osten, wo im europäischen Teile der Nord-Atlantis aus ihnen die Lumbriciden sich entwickelten, die nur einen kleinen Vorstoß zur Rückeroberung Nordamerikas unternahmen, der spätestens im Oligocän erfolgt sein muß, da später keine direkte Verbindung zwischen beiden Kontinenten mehr bestand. Bemerkenswert ist, daß die Differenziation der Lumbriciden damals schon weit fortgeschritten gewesen sein muß, da gerade die jüngste Untergattung von *Helodrilus*, *Bimastus*, amphiatlantisch ist, nur *Octolasium* und *Lumbricus* haben vielleicht erst später sich entwickelt. Zunächst müssen diese Lumbriciden in Gebieten heimisch gewesen sein, wo sie später durch das Eis verdrängt wurden, in Großbritannien, Skandinavien und Nord-Rußland, vielleicht auch Spitzbergen. Erst im Miocän erreichten sie Mittel-Europa und konnten auch nach Osten hin sich ausbreiten bis nach Japan, wo sie wohl kaum vor dem Pliocän mit *Pheretima* zusammentrafen während sie sonst kaum auf Konkurrenten stießen; es kämen von

Terricolen in Betracht nur etwa alte Diplocardinen in Asien, die aber vollständig verdrängt worden sind. Das Mittelmeergebiet ist wohl erst im Pliocän erreicht worden, und erst seit dieser Zeit dürfte auch das gewaltige Übergewicht der Lumbriciden über alle ihre Verwandten datieren. Die Eiszeit brachte dann im Norden eine beträchtliche Einschränkung ihres Wohngebietes. das erst nach ihr einigermaßen wieder ausgeglichen wurde.

Wir haben die Geschichte der 4 Terricolen-Familien zu verfolgen versucht und gesehen, daß sie sich geographisch ganz gut lokalisieren läßt und daß wir aus ihrer Ausbreitung Schlüsse auf ihr relatives Alter ziehen konnten. Es sei nun, ehe wir diese Resultate unter andern Gesichtspunkten zusammenfassen, noch ein kurzer Blick auf die ältern limicolen Familien geworfen, von denen wir die Haplotaxiden und Alluroididen bereits erwähnten. Als Stammfamilie derselben werden die Lumbriculiden angesehen, limnische Tiere, die vorwiegend dem Baikal-See angehören.[1]) Von den 36 beschriebenen Arten leben 20 in diesem See, 9 in Europa, 6 in der Union und 1 in Nord-Sibirien. Das Hauptentwicklungsgebiet ist hiernach der Angarakontinent gewesen, und wir werden nicht fehlgehen, wenn wir die Differentiation der Familie in die Zeit der Isolierung dieses Kontinents im Malm und besonders in der untern Kreide versetzen. Sie selbst ist natürlich weit älter und muß bis zur untern Trias zurückgehen, doch können wir hier ihre Geschichte nicht weiter verfolgen. Die Enchytraeiden bilden einen Parallelast zu den Lumbriculiden und dürften gleiches Alter wie diese besitzen. Diese Tiere sind limnisch, litoral und auch terricol. Infolge dieser wechselnden Lebensweise sind sie paläogeographisch wenig brauchbar. *Enchytraeus* findet sich auch auf den Kerguelen, da aber dieselbe Art auch in Patagonien lebt und auch sonst ungeheuer weit verbreitet ist, noch dazu vorwiegend litoral, so haben wir es hier jedenfalls mit einer neueren Verschleppung zu tun, ebenso wie bei *Michaelsena*, *Lumbricillus* und *Marionina* von Südgeorgien. An sich hätten sie ja bei dem zweifellos hohen Alter der Familie auch auf diesen Inseln endemisch sein können. Bemerkenswert sind die mehrfachen Beziehungen zwischen Südamerika und Europa, die sich bei *Lumbricillus*, *Marionina* und *Michaelsena* sowie auch bei *Enchytraeus* finden. Letzterer findet sich auch noch

1) Vgl. Der Baikalsee und seine Lebewelt, in: Arch. Hydrobiol. Planktonkunde, Vol. 3, 1907, p. 197.

in Nordamerika und im Kerguelengebiet, die andern aber sind außer im patagonischen und europäischen Gebiete höchstens noch in Grönland zu finden. Alle 4 Gattungen sind vorwiegend litoral, im Süden ausschließlich. Wir haben deshalb wohl auch für diese Familie das Hauptentwicklungsgebiet in der neuern Zeit im Norden zu suchen. Dann kann die Ausbreitung nach dem Süden kaum vor dem Oligocän erfolgt sein, allenfalls im Eocän durch die Vermittlung des von Ihering nachgewiesenen Amazonas-La Plata-Meeres. Eine ähnliche Verbreitung zeigt die 3. Parallelfamilie der Tubificiden, die wieder durchaus limnisch und litoral ist. Indessen haben diese in *Bothrioneurum* auch das malayische Gebiet erreicht. Irgendwelche weitergehende Schlüsse können wir kaum aus ihrer Verbreitung ziehen. Noch weit lückenhafter ist die Verbreitung der Familie, von der Michaelsen die genannten 3 ableitet, die der limnischen Phreodriliden. Ihre wenigen Arten leben in Chile (1), auf den Falkland-Inseln (2), Kerguelen (1) und Neuseeland (1). Diese Verbreitung kann auf Verschleppung beruhen, sie kann aber auch primär sein, wird die Familie doch wahrscheinlich bis ins Perm, sicher bis in die Zeit des großen Südkontinentes zurückreichen. Die Besprechung der noch ältern Naididen und Aeolosomatiden erübrigt sich, da sich infolge ihres hohen Alters und ihrer großen Migrationsfähigkeit bei ihnen sicher wiederholte Wanderungen übereinander geschoben haben, denen man nur zu folgen versuchen könnte, wenn der genetische Zusammenhang wenigstens einigermaßen aufgedeckt wäre.

Damit sei die genealogische Verfolgung der Ausbreitung der Oligochäten verlassen, und wir gehen dazu über, in doppelter Weise die Oligochäten zeitlich und geographisch zu gliedern. Zunächst geben wir eine Zerlegung der einzelnen Oligochäten-Faunen in Schichten, denen wir den mutmaßlichen Einwanderungstermin beisetzen. Im großen und ganzen folgen wir dabei der Einteilung der Michaelsen'schen Terricolen-Gebiete. Es ergeben sich hiernach also folgende Schichten, wobei die älteste allemal am tiefsten steht.

I. **Neuseeländisches Gebiet** mit Chatham-Inseln und Neucaledonien (NC).

3 Cenoman (Australien): *Notoscolex*.
*Diporochaeta*.

2 Malm (Indien): *Octochaetus* — *Dinodrilus*.

1 Lias: *Notodrilus* — *Maoridrilus* — *Plagiochaeta*.
„ „ — *Neodrilus*.
„ — *Microscolex*.
„ — *Acanthodrilus* (NC).

II. **Australisches Gebiet** einschließlich von Neuguinea und Melanesien (P).

3 Pliocän (Malayisches Geb.): *Pheretima* (P).
*Dichogaster* (P).
2 Malm (Indien): [*Octochaetus* (P)] wieder verschwunden.
1 Lias:
*Notiodrilus — Diplotrema — Plutellus* — *Trinephrus* — *Megascolides* — *Notoscolex — Megascolex — Digaster — Didymogaster.*
*Notiodrilus — Diplotrema — Plutellus* — *Trinephrus* — *Megascolides* — *Notoscolex — Megascolex — Digaster — Perissogaster.*
*Notiodrilus — Diplotrema — Plutellus — Diporochaeta.*
„ „ „ — *Fletcherodrilus.*
„ „ „ — *Pontodrilus* (litoral).

## III. Indo-malayisches Gebiet.

5 Pliocän (Afrika): *Glyphidrilus.*
4 Senon (Australien): [*Megascolex*] — *Pheretima.*
„ — *Plionogaster.*
3 Cenoman (Australien): [*Notoscolex*].
[*Diporochaeta*] — *Perionyx.*
[*Plutellus*].
2 Lias: [*Notiodrilus*] — [*Octochaetus*] — [*Dinodrilus*].
1 Keuper?: *Desmogaster — Drawida.*
„ — *Eupolygaster.*

## IV. Ceylonisches Gebiet.

4 Eocän? (Malayisches Geb.): *Drawida.*
*Moniligaster.*
3 Senon: b *Pheretima* (vom Malayischen Geb.).
a *Megascolex* (von Australien).
2 Cenoman (Australien): *Notoscolex.*
*Plutellus.*
1 Lias: [*Notiodrilus*] — [*Howascolex*].

## V. Vorderindisches Gebiet.

5 Pliocän (Afrika): *Dichogaster.*
[*Glyphidrilus*].
4 Eocän? (Mal. Geb.): *Drawida.*
3 Senon: b *Pheretima* (Mal. Geb.).
a *Megascolex* (v. Australien).
2 Cenoman (Australien): *Diporochaeta — Perionyx.*

1 Lias: { [*Notiodrilus*] — [*Howascolex*] — *Octochaetus* — [*Dinodrilus*] — *Hoplochaetella*.
[*Notiodrilus*] — [*Howascolex*] — *Octochaetus* — *Eutyphaeus*.
„ „ „ — *Eudichogaster*.

## VI. Madagassisches Gebiet.

4 Oligocän (Afrika): *Kynotus*.
3 Senon (Indien): *Pheretima*.
2 Malm? (Indien): *Howascolex*.
1 Lias: *Notiodrilus* — *Maheina*.

## VII. Süd-afrikanisches Gebiet.

3 Oligocän (Trop. Afrika): { *Microchaetus* — *Geogenia*.
„ — *Tritogenia*.
2 Malm? (Südamerika): *Chilota* — *Yagansia*.
1 Lias: *Notiodrilus* — [*Maheina*?].

## VIII. Tropisch afrikanisches Gebiet.

5 Pliocän (Indien): *Perionyx*.
4 Eocän (Südamerika): { [*Criodrilus*] — *Alma* (limnisch).
— *Callidrilus* (limnisch).
— *Glyphidrilus* (limnisch).
3 Senon (Südamerika): *Dichogaster*.
{ *Gordiodrilus* — *Nannodrilus* — *Nematogenia*.
„ — *Eudrilinae*.
?*Oenerodrilus* — *Pygmaeodrilus*.
2 Malm: *Chilota* (Kap Verd. Ins.) — [*Yagansia*].
1 Lias: [*Notiodrilus*].

## IX. Gemäßigt eurasisches Gebiet. A. Asien mit Japan.

3 Pliocän (Malayisches Geb.): *Pheretima* (J.).
2 Miocän: *Helodrilus* — *Lumbricus*.
*Eisenia*.
1 Malm: [*Diplocardia*].

### B. Europa.

2 Oligocän (Afrika): *Hormogaster*.
1 Senon? (Nordamerika): { *Helodrilus* — *Octolasium*.
„ — *Lumbricus*.
*Eisenia*.

## X. Chilenisch-magalhaensisches Gebiet.

1 Lias: *Notiodrilus* — *Chilota* — *Yagansia*.

## XI. Tropisch südamerikanisches Gebiet.

3 Senon (Nordamerika):
- *Criodrilus — Sparganophilus — Onychochaeta — Hesperoscolex — Pontoscolex — Opisthodrilus.*
- *Criodrilus — Sparganophilus — Onychochaeta — Hesperoscolex — Rhinodrilus — Andiodrilus.*
- *Criodrilus — Sparganophilus — Onychochaeta — Hesperoscolex — Rhinodrilus — Thamnodrilus.*
- *Criodrilus — Sparganophilus — Onychochaeta — Hesperoscolex — Glossoscolex — Fimoscolex.*
- *Criodrilus — Sparganophilus — Onychochaeta — Hesperoscolex — Anteoides.*
- *Criodrilus — Sparganophilus — Onychochaeta — Hesperoscolex — Diachaeta.*
- [*Dichogaster*].

2 Cenoman? (Australien): [*Plutellus*].
[*Notoscolex*].

1 Lias:
- [*Notiodrilus*] — [*Chilota*] — [*Yagansia*].
- „ — *Kerria* — *Ocnerodrilus*.
- „ „ — *Gordiodrilus* — [*Nematogenia?*].

## XII. Westindisch-zentralamerikanisches Gebiet.

3 Miocän (Südamerika):
- *Sparganophilus — Onychochaeta — Hesperoscolex — Diachaeta* (litoral).
- *Sparganophilus — Onychochaeta — Hesperoscolex — Pontoscolex.*

2 Senon? (Nordamerika):
- *Dichocardia — Trigaster — Dichogaster.*
- „ — *Zapotecia.*

1 Cenoman? (Südamerika): [*Plutellus*].
[*Notoscolex*].
*Notiodrilus.*

## XIII. Nordamerikanisches Gebiet.

4 Eocän-Oligocän (Europa): *Helodrilus.*
*Eisenia.*

3 Senon (Südamerika): *Notoscolex.*
*Plutellus.*

2 Cenoman (im Senon, Asien): *Diplocardia.*

1 Keuper: [*Glossoscolecidae*].

In dieser etwas modifizierten Abgrenzung lassen sich die Oligochäten-Gebiete mit den Tierregionen vergleichen, auf die man bei der Betrachtung der gesamten Tierwelt kommt. Es sei bei dieser Gelegenheit beiläufig darauf hingewiesen, daß man zu einer ähnlichen Abgrenzung zwischen dem malayischen und dem australischen Gebiete, wie sie Michaelsen bietet, auch bei der Betrachtung der geo-

graphischen Verbreitung der Scorpione gelangt, wie Pocock[1]) gezeigt hat. Wir vergleichen nun kurz unsere Oligochäten-Schichten mit den Tierschichten, die Verfasser früher für alle Regionen aufzustellen versucht hat. Wir bezeichnen dabei der Übersicht wegen auch unsere Oligochäten-Schichten nach einer charakteristischen Form. Es ergibt sich dann folgende Anordnung:

I. Australische Region = Geb. I u. II.
3 Muriden-Schicht = II 3 *Pheretima*-Schicht.
1 Monotremen-Schicht = II 2 = I 2 *Octochaetus*-Schicht.
= II 1 *Diplotrema*-Schicht = I 1 *Maoridrilus*-Schicht.

II. Neotropische Region = Geb. X, XI u. XII.
2 Edentaten-Schicht = XII 2 *Trigaster*-Schicht = XI 3 Glossoscoleciden-Schicht.
= XII 1 = XI 2 *Plutellus*-Schicht.
1 Sparassodontier-Schicht = XI 1 *Ocnerodrilus*-Schicht.
= X 1 *Chilota*-Schicht.

III. Madagassische Region = Geb. VI.
2 Lemuriden-Schicht = VI 4 *Kynotus*-Schicht.
1 Allotherien-Schicht = VI 3 *Pheretima*-Schicht.
= VI 2 *Howascolex*-Schicht.
= VI 1 *Maheina*-Schicht.

IV. Äthiopische Region = Geb. VII u. VIII.
4 Antilopiden-Schicht = VIII 5 *Perionyx*-Schicht.
2 Hyracoiden-Schicht = VIII 4 *Callidrilus*-Schicht (= VII 3 *Microchaetus*-Schicht).
= VIII 3 Endrilinen-Schicht.
1 Tritylodontiden-Schicht = VIII 2 = VII 2 *Chilota*-Schicht.
= VIII 1 = VII 1 *Notiodrilus*-Schicht.

V. Orientalische Region = Geb. III, IV u. V.
4 Tiger-Schicht = V 5 *Dichogaster*-Schicht = III 5 *Glyphidrilus*-Schicht.
1 Allotherien-Schicht = V 3 = IV 3 *Megascolex*-Schicht = III 4 *Pheretima*-Schicht.
= V 2 = III 3 *Perionyx*-Schicht = IV 2 *Plutellus*-Schicht.
= V 1 = IV 1 = III 2 *Octochaetus*-Schicht.
= ?III 1 Moniligastriden-Schicht.

VI. Holarktische Region = Geb. IX u. XIII.
4 Megalonyx-Schicht = IX A 3 *Pheretima*-Schicht.
3 Hystriciden-Schicht = IX B 2 *Hormogaster*-Schicht.
2 Didelphyiden-Schicht = XIII 3 *Plutellus*-Schicht.
1 Microlestes-Schicht = XIII 2 = IX A 1 *Diplocardia*-Schicht.
= XIII 1 Glossoscoleciden-Schicht.

1) Pocock, Geogr. Distrib. of Arachnida of the orders Pedipalpi and Solifugae, in: Nat. Sc. 1899.

Die andern Oligochäten-Schichten beziehen sich auf Verschiebungen innerhalb einer Region und zwar gehören zu

I. Australische Region: I 3 *Diporochaeta*-Schicht.
II. Neotropische Region: XII 3 *Diachaetus*-Schicht.
IV. Äthiopische Region: VII 3 *Microchaetus*-Schicht.
V. Orientalische Region: V 4 = IV 4 *Drawida*-Schicht.
VI. Holarktische Region: IX A 2 *Lumbricus*-Schicht.
XIII 4 *Helodrilus*-Schicht.
IX B 1 Lumbriciden-Schicht.

Von den Schichten der Regionen finden in den Oligochätenschichten kein Analogon in Australien die (2) Marsupialier-Schicht, in Südamerika die (3) Feliden-Schicht, in Madagascar die (3) Viverriden- und die (4) Suiden-Schicht, in Afrika die (3) Viverriden-Schicht, in Indien die (2) Pteropiden und die (3) Sivatherien-Schicht, d. h. etwa $^2/_3$ der allgemeinen Schichten sind vertreten, $^1/_3$ nicht. Interessant ist ein Vergleich zwischen den einzelnen Horizonten der Schichten, die wir als mesozoisch, alttertiär, mitteltertiär und jungtertiär bezeichnen können. Wir bekommen da folgende Beziehungen.

Allgemeine Tierschichten.

| | überhaupt | durch Oligochäten vertreten | % |
|---|---|---|---|
| jungtertiär | 6 | 4 | 67 |
| mitteltertiär | 4 | 1 | 25 |
| alttertiär (einschl. Oberkreide) | 6 | 4 | 67 |
| mesozoisch | 6 | 6 | 100 |
| Summe | 22 | 15 | 68 |

Oligochäten-Schichten.

| | | auf 1 allgemeine Schicht |
|---|---|---|
| jungtertiär | 4 [1]) | je 1 |
| mitteltertiär | 1 | „ 1 |
| alttertiär (einschl. Oberkreide) | 6 | „ 1,5 |
| mesozoisch | 15 | „ 2,5 |
| Summe | 26 | „ 1,7 |

1) Parallelschichten wie V 5 und III 5 sind nur als eine gerechnet.

Es sind also einmal die ältern allgemeinen Schichten vollständiger vertreten entsprechend dem hohen Alter der Oligochäten. Die niedrige Zahl der mitteltertiären Schichten erklärt sich daraus, daß 3 von ihnen auf einer nur ganz vorübergehenden Verbindung zwischen Europa und Afrika beruhen, die auch sonst keinen großen Tieraustausch gestattete. Dann aber ist besonders die älteste Schicht in besonders viel Unterschichten (bis zu 4!) aufzulösen, was ebenfalls nicht verwundern kann, da diese von vornherein nur als eine Sammelschicht für die ältern in einer Region heimischen Lebensformen gedacht war, deren Endemismusdauer sich erst durch Spezialuntersuchungen feststellen läßt, wie wir sie im Vorhergehenden für die Oligochäten versucht haben.

Nach dieser zoogeographischen Zusammenfassung des Materials folge eine paläobiogeographische. Wir versuchen nun zu zeigen, in welcher Weise die einzelnen terricolen Oligochäten-Gruppen in den wichtigsten Formationen über die Erde verbreitet gewesen sein mögen. Wohl ist dieser Weg hierzu in mancher Beziehung unsicher, aber er ist bei dem Mangel an fossilem Material, den wir bei den Oligochäten nie beseitigen werden, der einzig gangbare. Wir stellen also im Folgenden für die Formationen seit dem Keuper die Hauptoligochäten-Gebiete nach den Kontinenten zusammen (terricole, limnische (l) und litorale (lt) Gattungen).

### Keuper.

Südkontinent: *Notiodrilus*, ? Moniligastriden.
Nordatlantis: Procriodrilinen (l).
Eurasien: —

### Lias, Dogger.

Südatlantis:
  Südamerika: *Notiodrilus*, *Kerria* (N, lt), *Chilota*.
  Süd-Afrika: „ , *Maheina*.
Indo-Australien:
  Vorderindien: *Notiodrilus*, *Howascolex*, *Octochaetus*, ? *Dinodrilus*.
  Malayisch-papuanisches Gebiet: *Notiodrilus*, *Octochaetus*, ? *Dinodrilus*, Moniligastriden.
  Australien: *Notiodrilus*, *Diplotrema*.
  Neuseeland: *Notiodrilus*, *Maoridrilus*, *Microscolex*.
Nord-Atlantis s. Keuper.
Eurasien: ? *Diplocardia*.

### Malm.

Süd-Atlantis: *Notiodrilus, Kerria* (N, l), *Chilota, Yagansia.*
Madagassische Halbinsel: *Notiodrilus, Malheina, ? Howascolex.*
Vorderindien: *Howascolex*, Octochaetinen.
Australien s. Lias, dazu *Plutellus.*
Neuseeland s. Lias, dazu ? *Plagiochaeta*, ? *Neodrilus.*
Malayisch-papuanisches Gebiet s. Lias.
Angarakontinent: *Diplocardia.*
Skandinavien: —
Nord-Atlantis s. Keuper.

### Neocom.

Süd-Atlantis mit indo-madagassischer Halbinsel s. Malm.
Australien s. Malm, dazu *Megascolides, Trinephrus, Diporochaeta, Fletcherodrilus, Pontodrilus* (lt).
Neuseeland s. Malm.
Malayische Inseln: *Octochaetus*, Moniligastriden.
Angarakontinent: *Diplocardia.*
Nord-Atlantis s. Keuper.

### Cenoman.

Afrika: *Notiodrilus, Chilota, Yagansia.*
Madagascar s. Malm.
Vorderindien: Octochaetinen, *Diporochaeta, Plutellus* (S), *Notoscolex* (S).
Südamerika s. Malm, dazu *Plutellus, Notoscolex, Ocnerodrilus.*
Australien s. Neokom, dazu *Notoscolex.*
Neuseeland s. Malm, dazu *Diporochaeta, Notoscolex.*
Malayische Inseln: Moniligastriden, *Plutellus, Diporochaeta, Notoscolex, Pontodrilus* (lt).
Eurasien: *Diplocardia*, ? Procriodrilinen (W, l), *Pontodrilus* (O, lt).
Pacifisches Nordamerika: Procriodrilinen (l), *Diplocardia, Pontodrilus* (lt).
Mittelamerika: *Plutellus, Notoscolex, Notiodrilus.*
Nearktis: Procriodrilinen (lt).

### Senon.

Australien s. Cenoman, dazu *Megascolex, Digaster.*
Südamerika, N.: *Kerria* (l), *Ocnerodrilus*; *Criodrilus* (l), *Sparganophilus* (l); *Dichogaster.*
„ S.: *Notiodrilus, Chilota, Yagansia.*
Afrika, trop.: *Chilota, Ocnerodrilus, Pygmaeodrilus* (l), *Gordiodrilus*; *Dichogaster.*
„ S.: *Notiodrilus, Chilota, Yagansia.*
Madagascar s. Malm, dazu *Pheretima.*
Vorderindien s. Cenoman, dazu *Perionyx, Megascolex, Pheretima.*
Malayische Inseln s. Cenoman, dazu *Perionyx, Megascolex, Pheretima.*

Neuseeland s. Cenoman.
Asien: *Diplocardia.*
Europa: Procriodrilinen (l), hierzu vielleicht Enchytraeiden mit *Henlea* (l), *Hydrenchytraeus* (l), *Marionina* (l, lt), *Lumbricillus* (lt), *Mesenchytraeus* (l), *Enchytraeus* (lt), *Michaelsena* (lt), *Fridericia* u. a.
Nordamerika: *Diplocardia, Plutellus, Notoscolex.*
Mittelamerika (m. Südamerika verbunden) s. Cenoman, dazu *Diplocardia, Trigaster, Dichogaster.*

## Eocän.

Australien s. Senon, dazu ? *Didymogaster,* ? *Perissogaster.*
Patagonien s. Senon, dazu vielleicht *Marionina, Lumbricillus, Enchytraeus*?, *Michaelsena* (sämtl. lt).
Südamerika, N: *Kerria* (l), *Ocnerodrilus, Criodrilus* (l), *Sparganophilus* (l), *Onychochaeta.*
Afrika, N: *Chilota*; *Ocnerodrilus, Pygmaeodrilus* (l), *Gordiodrilus*; *Dichogaster*; [*Criodrilus* (l)], ? *Alma* (l), *Callidrilus* (l), *Glyphidrilus* (l).
„ S, s. Senon.
Madagascar u. Seychellen s. Senon.
Vorderindien: *Octochaetus, Eudichogaster, Eutyphaeus, Hoplochaetella*; *Diporochaeta, Perionyx*; *Megascolex, Pheretima*; *Drawida.*
Ceylon: *Plutellus, Notoscolex, Megascolex, Pheretima*; *Drawida, Moniligaster.*
Malayisches Gebiet: *Desmogaster, Eupolygaster, Drawida*; *Perionyx, Pheretima,* ? *Plionogaster.*
Neuseeland s. Cenoman.
Paläarktis: *Eisenia, Helodrilus,* s. auch Senon.
Nearktis s. Senon.
Mittelamerika: *Notiodrilus*; *Plutellus*; *Diplocardia, Trigaster, Dichogaster, Zapotecia, Pontodrilus* (lt).
Asien s. Senon.

## Oligocän.

Südamerika, N, s. Eocän, dazu *Hesperoscolex.*
„ S, s. Eocän.
Afrika, N, s. Eocän, dazu *Nannodrilus* (l), *Nematogenia*; Eudrilinen.
„ S, s. Senon, dazu *Microchaetus.*
Madagascar s. Senon, dazu *Kynotus.*
Vorderindien s. Eocän.
Ceylon s. Eocän, dazu *Pontodrilus* (lt).
Malayisches Gebiet s. Eocän.
Australien s. Eocän.
Neuseeland s. Cenoman, dazu *Pontodrilus* (lt).
Asien s. Senon.
Nearktis s. Senon, dazu *Helodrilus, Eisenia.*
Mittelamerika s. Eocän.
Paläarktis s. Eocän, dazu *Hormogaster.*

## Miocän.

Südamerika, N, s. Oligocän, dazu *Pontoscolex*, *Rhinodrilus*, *Glossoscolex*, *Anteoides*, *Pontodrilus* (lt).
„ S, s. Eocän.
Afrika, N, s. Oligocän.
„ S, s. Eocän, dazu *Geogenia*, *Tritogenia*.
Madagascar s. Oligocän.
Vorderindien s. Eocän.
Ceylon s. Oligocän.
Malayisches Gebiet s. Eocän.
Australien s. Eocän.
Neuseeland s. Oligocän.
Europa s. Oligocän, dazu *Lumbricus*, *Octolasium*, *Pontodrilus* (S, lt).
Asien s. Senon, dazu *Helodrilus*, *Lumbricus*, *Eisenia*.
Nordamerika s. Oligocän.
Mittelamerika s. Oligocän, dazu *Sparganophilus* (l), *Onychochaeta*, *Hesperoscolex*, *Diachaeta* (lt), *Pontoscolex*.

## Pliocän.

Südamerika, S, s. Eocän.
„ N, s. Miocän, dazu *Opisthodrilus*, *Andiodrilus*, *Thamnodrilus*, *Fimoscolex*.
Mittelamerika s. Miocän.
Nordamerika s. Oligocän.
Asien s. Miocän, dazu *Pheretima* (O).
Europa s. Miocän.
Afrika, N, s. Oligocän, dazu *Perionyx*.
„ S, s. Miocän.
Madagascar s. Oligocän.
Vorderindien s. Eocän, dazu *Dichogaster* [*Glyphidrilus* † (l)].
Ceylon s. Oligocän.
Malayisches Gebiet s. Eocän, dazu *Glyphidrilus* (l).
Australien s. Eocän, dazu *Pheretima* (N), *Dichogaster* (N).
Neuseeland s. Oligocän.

Selbstverständlich kann diese Zusammenstellung nur auf provisorischen Wert Anspruch erheben, indessen kann die Ausbreitung und die geographische Verbreitung der terricolen Oligochäten nicht wesentlich anders gewesen sein, als sie im Vorhergehenden zu skizzieren versucht wurde, wenigstens wenn man das Michaelsen'sche System und die Stammbäume des letztern zugrunde legt, die zurzeit ja die sicherste Grundlage für alle Oligochäten-Untersuchungen bieten.

---

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.